

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tomáš Kivader

Postkopulační pohlavní výběr

Postcopulatory sexual selection

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Radka Reifová, Ph.D.

Praha, 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14.08.2020

Tomáš Kivader

Poděkování

Chtěl bych v první řadě poděkovat mé školitelce RNDr. Radce Reifové, PhD. za nekonečnou trpělivost a připomínky k psaní této bakalářské práce. Dále chci poděkovat rodině a přítelkyni, kteří mě podporovali a práci si pročetli.

Abstrakt

Pohlavní výběr je klíčový evoluční proces, který ovlivňuje míru přenášení alel genů do dalších generací. Dá se rozdělit na prekopulační, ke kterému dochází před samotnou kopulací, a postkopulační, který se odehrává až po kopulaci, resp. po inseminaci. Při pohlavním výběru spolu jednak soupeří jedinci jednoho pohlaví, obvykle samci, o možnost rozmnožovat se, a dále dochází k výběru samců samicemi. Samci a samice mají odlišné priority ohledně svých strategií rozmnožování. Samci upřednostňují kvantitu potomstva, kdežto samice kvalitu. Proto mezi sebou neustále soupeří ve vytváření nových strategií, jak si zvyšovat biologickou zdatnost. Pohlavní výběr tak často vede ke koevoluci mezi samci a samicemi, což má v konečném důsledku vliv na oddělování jednotlivých populací a speciaci neboli vznik nových druhů. Pro vznik postkopulačního pohlavního výběru je potřeba, aby se v populaci daného druhu množilo více samců s jednou samicí. To je v rámci různých párovacích systémů zajištěno promiskuitou nebo mimopárovými kopulacemi. Existují dva základní procesy, díky kterým je postkopulační pohlavní výběr realizován. Jedná se o kompetici spermií a skrytou samičí volbu. Konkrétní mechanismy postkopulačního pohlavního výběru nejsou zatím dopodrobna prozkoumány. Problematické je jednak sledování postkopulačních procesů *in vivo*, navíc se obtížně rozeznávají spermie různých samců. V této bakalářské práci se zaměřím na poznatky o mechanismech postkopulačního pohlavního výběru a dále na jevy, které s nimi souvisí.

Klíčová slova

pohlavní výběr, postkopulační pohlavní výběr, promiskuita, kompetice spermií, skrytá samičí volba

Abstrakt

Sexual selection is a key evolutionary process which affects transfer of gene's alleles to future generations. We distinguish precopulatory and postcopulatory sexual selection. Postcopulatory sexual selection is a type of sexual selection which takes place after copulation, more specifically after insemination. During precopulatory sexual selection same-sex individuals compete over the opportunity to reproduce. Simultaneously, males and females have different priorities. Males prefer quantity while females quality of offspring. So they compete in creating new strategies for increasing their own fitness. Consequently, sexual selection often leads to coevolution between males and females of the same species. Finally, this affects the segregation of individual populations and speciation. For establishing postcopulatory sexual selection it is important that multiple males are mating with the same female within the scope of one population. This is ensured by promiscuity or extra-pair copulations in various mating systems. There are two basic processes by which postcopulatory sexual selection is realized. Those are sperm competition and cryptic female choice. These mechanisms have not been explored in detail yet. Firstly, because monitoring postcopulatory processes *in vivo* is problematic, and secondly, because it is difficult to differentiate sperm of various males. In this bachelor's thesis, I will focus on the knowledge of these two mechanisms and the phenomena associated with them.

Key words

sexual selection, postcopulatory sexual selection, promiscuity, sperm competition, cryptic female choice

Obsah

1	Úvod.....	6
2	Pohlavní výběr	8
2.1	Pohlavní dimorfismus.....	9
3	Promiskuita	10
3.1	Mimopárové kopulace	10
3.2	Samičí promiskuita (polyandrie)	11
4	Kompetice spermií	13
4.1	Velikost a množství spermií	13
4.2	Adaptace ke kompetici spermií	14
5	Skrytá samičí volba.....	17
5.1	Samičí orgány uchovávající spermie	18
5.2	Ukládání spermií u ptáků.....	19
6	Závěr	21
7	Zdroje.....	22

1 Úvod

Přirozený výběr je v přírodních vědách všeobecně známý fenomén, o kterém dnes již snad nikdo nepochybuje. Dělíme ho na přírodní a pohlavní. Ovšem oproti poznatkům Charlese Darwina z 19. století pohlavní výběr neprobíhá pouze před kopulací, ale u druhů, kde samice běžně vyhledávají více sexuálních partnerů, k němu může docházet i na úrovni gamet. Postkopulační pohlavní výběr je mnohem méně prozkoumaný než prekopulační.

Pohlavní výběr dokáže být velmi silný. Dokladem toho může být, že u poměrně příbuzných druhů je větší rozmanitost rozmnožovacích soustav, především pak samčího kopulačního orgánu. Tato diverzita je neúměrná rozdílům u jiných morfologických a anatomických znaků (Hosken a Stockley 2004). Samci a samice mají různé strategie, kterými mohou zvýšit svoji fitness¹ na úkor druhého pohlaví (Arnqvist et al. 2000). Strategie samců a samic jsou neustále zdokonalovány a upravovány tak, aby byly výhodné pro dané pohlaví. A cílem každého pohlaví je předat co nejvíce svých genů do další generace přes své potomky (Arnqvist a Rowe 2002). Tato koevoluce mezi pohlavími může vést k rychlé divergenci a přispívat k oddělování populací a vytváření reprodukčních bariér, což nakonec vede až k odštěpení nových druhů (Manier et al. 2013).

K postkopulačnímu pohlavnímu výběru dochází u druhů, kde se samice páří s více samci. U některých druhů dochází k tvorbě stabilních párů, ale i přes to se objevují kopulace mimo ně. Alespoň malá míra promiskuity je potřebná pro vznik postkopulačního pohlavního výběru (Fossøy et al. 2008). Promiskuita může přinášet různé výhody. Mezi tyto benefity lze zařadit zvýšení fitness množstvím či kvalitou potomků. Promiskuita má ale i negativní dopady na biologickou zdatnost. Jde například o snazší přenos nemocí a parazitů nebo vyšší riziko predace (Poiani a Wilks 2000).

U promiskuitních druhů samotné uskutečnění kopulace nemusí pro samce zaručovat úspěšné oplození vajíčka. Samice si vyvinuly nejrůznější způsoby, jak mít nad spermii kontrolu. Kromě toho mohou spermiie různých samců vzájemně soupeřit o oplození vajíčka. Tyto mechanismy, které probíhají po inseminaci, se obecně nazývají postkopulační, protože se dějí až po kopulaci. Patří mezi ně skrytá samičí volba, při níž

¹ fitness, neboli biologická zdatnost, vyjadřuje schopnost jedince předat své geny do další generace

samice může upřednostnit sperma určitého favorizovaného samce, či kompetice spermií, během které spolu soupeří spermie různých samců uvnitř samičích pohlavních cest (Parker 1970).

Cílem této bakalářské práce je shrnout poznatky o způsobech a mechanismech postkopulačního pohlavního výběru u živočichů. Speciálně bych se chtěl u jednotlivých témat zaměřit na specifika u ptáků. Mechanismy postkopulačního pohlavního výběru, jejich příčiny, důsledky a výhody, které přinášejí danému pohlaví, budou popsány v následujících kapitolách.

2 Pohlavní výběr

Pohlavní výběr je evoluční proces zvyšující frekvenci alel genů, které přinášejí jejich nositeli reprodukční výhody. Probíhá díky různému upřednostňování jednotlivých fenotypových znaků těchto alel při výběru partnera. Snahou každého jedince je přenést co nejvíce alel svých genů na potomky. S touto myšlenkou přišli již v roce 1858 Ch. Darwin a A. Wallace (Darwin a Wallace 1858).

Základní podmínkou pro to, aby se ale mohl pohlavní výběr vůbec uskutečnit, je schopnost organismu rozmnožovat se pohlavně, aby potomstvo bylo částečně tvořeno geny matky i otce.

Na rozdíl od přírodního výběru, nemusejí být znaky favorizované při pohlavním výběru výhodné pro přežití jeho nositele. Při přírodním výběru totiž přežívají organismy nejlépe přizpůsobené prostředí, ve kterém žijí. Kdežto při pohlavním výběru se jedinec snaží najít vhodného partnera. K zaujetí partnerky nejčastěji slouží výrazné samčí druhotné pohlavní znaky, jako jsou pestré barvy, dlouhé ocasy, parohy, různá kritéria zpěvu a podobně.

Pohlavní výběr primárně probíhá před kopulací, například skrze soupeření samců o samice nebo výběr vhodného partnera samicí. Lze ho tedy podle toho rozdělit na dva typy. Jestliže spolu soupeří jen jedno pohlaví, nazývá se intrasexuální, nebo jde-li o výběr jednoho pohlaví druhým, pak je to intersexuální. Často může intersexuální výběr navazovat na výsledek intrasexuálního.

Především u samců se vyvíjejí znaky určené k intrasexuálnímu soupeření. Může jít o různé struktury určené k vzájemným fyzickým soubojům, jako jsou rohy a parohy. Výsledkem intersexuálního výběru jsou pak znaky zvyšující atraktivitu samců pro samice, jakými mohou být barvy, ozdoby, námluvní tance a tak dále (Edward a Chapman 2011). Tvorba těchto znaků bývá pro samce nákladná a může být i nevýhodná. Pokud nebude samec dostatečně úspěšný při získávání samic, sníží si svoji fitness například tím, že se vystaví většímu riziku, že bude uloven (Promislow et al. 1992).

Důvodem, proč jsou soupeřícím pohlavím obvykle samci, může být to, že jejich pohlavní buňky jsou snazší na výrobu. Nebo také proto, že samice obvykle investují více energie nejen do kvalitnějších gamet, ale i do již narozených potomků (Chapman et al. 2003).

Pohlavní výběr ale může pokračovat i dále po kopulaci. Postkopulační pohlavní výběr probíhá od páření až do doby, než dojde k oplození, což znamená, že u druhů s vnitřním oplozením se celý uskutečňuje uvnitř samičího pohlavního ústrojí.

Dokonce by se dalo říct, že může pokračovat i po oplození, protože rodiče se mohou o potomky starat a zvyšovat tím jejich šanci na přežití. Přestože probíhá také až po kopulaci, o postkopulační pohlavní výběr v pravém slova smyslu se nejedná. Tento děj, při němž se rodiče rozhodují, zdali investují zdroje do svých potomků na základě partnera, se kterým je zplodili, se nazývá diferenciální alokace (Sheldon 2000). Například samice, které se rozmnožují s preferovanými samci, se lépe starají o potomky tím, že je více krmí (Burley 1988).

Protože znaky, které zvyšují fitness jednoho pohlaví, mohou škodit pohlaví druhému, může mezi pohlavími docházet k tzv. pohlavnímu konfliktu. To může vést ke koevoluci, při které jedno pohlaví odpovídá na nové znaky toho druhého. Pokud se odehrává v izolované populaci, může vést až k oddělení nového druhu (Manier et al. 2013).

2.1 Pohlavní dimorfismus

Pohlavní dimorfismus vzniká důsledkem odlišné výhodnosti různých znaků pro jednotlivá pohlaví. Tyto znaky mohou zvyšovat biologickou zdatnost. Vzniku dimorfismu napomáhá i pohlavně specifická regulace genů, která u samců a samic vede k odlišným fenotypům (Pennell a Morrow 2013). Tyto rozdíly mohou být v barvě, velikosti, hmotnosti nebo chování (Owens a Hartley 1998).

Podle toho, v jakých znacích se dimorfismus vyskytuje, se dá alespoň částečně určit, k čemu je uzpůsoben. Rozdíly ve velikosti jsou nejčastěji ovlivňovány intrasexuální kompeticí. Například samci ptáků se mohou předhánět v délce ocasních per nebo jim velikost může napomáhat v boji (Owens a Hartley 1998).

3 Promiskuita

Promiskuita v širším slova smyslu je typ sexuálního chování, při kterém jedinec často střídá své partnery. U některých druhů živočichů může docházet k promiskuitě běžně a pravidelně. Je to způsobeno tím, že rozmnožování dvou jedinců zde probíhá jednorázově, takže se u nich nevytvářejí stabilní páry (Andersson a Iwasa 1996).

Párovací systémy se dají rozlišit na monogamii, polygamii a promiskuitu, což je vlastně extrémní forma polygamie. Polygamie samotná se dá dále rozdělit na 3 typy podle toho, které pohlaví má více sexuálních partnerů. Jedná se o polygynii, polyandrii a polygynandrii (Emlen a Oring 1977). Při polygynii má více sexuálních partnerů samec, naopak při polyandrii samice. V případě polygynandrie jsou obě pohlaví ve vztahu s více partnery. Zároveň, pokud rozlišíme promiskuitu a polygamii, pak v případě promiskuity se jedinec páří bez tvorby vztahů, kdežto při polygamii si tvoří více vztahů.

Nejvíce je promiskuita prozkoumaná u ptáků a savců (Houtman 1992; Kitchen et al. 2006).

3.1 Mimopárové kopulace

S promiskuitou blízce souvisí mimopárová kopulace (extra-pair copulation). Ta se běžně vyskytuje u monogamních druhů vytvářejících stabilní páry, pokud se alespoň jeden partner rozmnožuje s jedinci opačného pohlaví i mimo tento pár (Petrie a Kempenaers 1998). Nalézt se dá v celé živočišné říši. Skutečně monogamních druhů je nejspíše minimum. Tradičně se promiskuitní chování připisovalo spíše samcům, ale mimopárové kopulace se vyskytují u obou pohlaví (Birkhead 1995).

Pro obě pohlaví může mimopárová kopulace přinášet určitá rizika. Protože jedinec tráví více času hledáním mimopárových partnerů, čímž spotřebovává více energie. Tuto energii by jinak mohl investovat do péče o potomstvo či jeho ochrany. Navíc se tím vystavuje většímu nebezpečí predace, protože se častěji objevuje mimo úkryt. Kvůli četnějším kontaktům se mohou snadněji šířit pohlavně přenosné nemoci či parazité (Thrall et al. 2000). Všechny tyto faktory primárně snižují fitness, což může být vykompenzováno, jakmile se jedinec úspěšně spáří a zplodí potomky.

Samice navíc kopulacemi mimo pár mohou riskovat ztrátu zdrojů poskytovaných samci (Petrie a Kempenaers 1998). Přesto se u samic objevují. Kopulace samotné nejsou pro samice oproti následné investici do potomků příliš nákladné. Z tohoto hlediska se proto samici vyplatí si mezi samci pečlivě vybírat a mít mláďata jen s tím nejvýhodnějším (Birkhead 2000).

U ptáků, zejména u pěvců, převládá sociální monogamie, při které má jedinec jednoho dlouhodobého partnera. Často se společně starají o hnízdo, získávání potravy a o mláďata. Narozdíl od genetické monogamie ale nekopulují výhradně jeden s druhým, takže se zde mohou vyskytovat mimopárové kopulace (Hasselquist a Sherman 2001). Méně častá je u nich polygynie. Ta se vytváří, pokud samice nevyžaduje pomoc s péčí o potomstvo (Slagsvold a Lifjeld 1994). Přesto se u některých polygynních samců rodičovská péče vyskytuje. Samice jsou pak navzájem nuceny soupeřit nejen o kvalitní prostředí či velikost teritoria, ale i o samčí péči a ochranu před predátory (Verner a Willson 1969).

Obecně lze říci, že pro samce i samice je výhodné mít větší množství sexuálních partnerů, jelikož tím pozitivně ovlivňují pravděpodobnost mít potomky, i přestože to pro ně může být riskantní. Pro samce je spíše významnější množství a pro samice kvalita potomstva.

Existence promiskuity nebo alespoň polygamie či mimopárových kopulací je potřebná pro umožnění postkopulačního pohlavního výběru.

3.2 Samičí promiskuita (polyandrie)

Pokud má samice více partnerů, má na výběr z většího množství spermií. Díky tomu může mít mláďata s různými otcovstvími, což zvyšuje genetickou variabilitu. Čím vyšší je různorodost potomstva, tím spíše samice předá své geny mláděti, které se bude rozmnožovat úspěšně (Birkhead 2000).

Oproti samcům jsou však náklady na potomky vyšší. Samice musejí investovat do větších gamet a následně po oplození vyživovat embryo, plod a případně i potomstvo.

Výhody, které samice polyandrií získává, jsou totiž opět významnější. Lze je rozdělit na přímé a nepřímé (Cameron et al. 2003). Přímé mají vliv na ni samotnou. Sem se řadí zisk potravy od samců výměnou za kopulaci, tvorba zásoby spermií, potenciální

snížení sexuálního obtěžování nebo péče o potomstvo. Samice může následně v závislosti například na přineseném daru od samce upřednostnit jeho spermie tím, že si je ponechá v orgánech pro jejich uložení (Albo et al. 2013). Může si tím zvýšit fitness, protože je pravděpodobné, že potomci tohoto samce budou následně u samic rovněž favorizováni. Jedná se o takzvanou hypotézu sexy synů, což již je ale nepřímá výhoda (Weatherhead a Robertson 1979).

Nepřímé výhody polyandrie mají efekt na potomky. Mezi tyto výhody patří již zmíněná různorodost a atraktivita potomstva. Zároveň, pokud jsou spermie otce úspěšné, by měli mít samčí potomci spermie rovněž úspěšné (Kempnaers et al. 1992). Navíc mohou být potomci i životaschopnější, přenáší-li samec takzvané dobré geny, podle hypotézy dobrých genů (Yasui 1997).

4 Kompetice spermií

V samičím reprodukčním traktu dochází k jevu, který se nazývá kompetice spermií (sperm competition). Zatímco při kompetici samců o samici se samci nemusejí vůbec potkat, během kompetice spermií přicházejí samci, resp. jejich pohlavní buňky, do přímého kontaktu. Proto je také někdy nazývána přímou interakcí mezi samci (direct male-male interaction). Spermie různých samců spolu soupeří o to, která oplodní vajíčko.

Kompetice spermií se objevuje, jakmile samice kopuluje s více samci (Parker 1970). Je to častý jev u druhů, které mají vnitřní oplození. Ovšem dochází k němu i u druhů s oplozením vnějším, jako jsou některé ryby, obojživelníci nebo například přisedlí mořští bezobratlí (Rosengrave et al. 2009; Byrne et al. 2003; Yund a McCartney 1994). Různorodost samců umožňuje samici mít rozmanitější a tím pádem životaschopnější potomstvo (Stockley 1997). Protože si ale samci chtějí co nejvíce zvýšit pravděpodobnost, že jejich spermie oplodní vajíčko, tak si vytvářejí adaptace, kterými toho docílí (Wedell et al. 2002).

S přibývajícím věkem samce dochází ke snižování kvality spermií v důsledku delšího působení negativních vlivů. Následkem těchto vlivů mohou vznikat mutace (Pizzari et al. 2008). Nashromážděné mutace pak často negativně ovlivňují fitness samice přes sníženou zdatnost jejích potomků. Zdá se ale, že spermie starších samců jsou pohyblivější v médiu ze samičího pohlavního traktu. Zde ale může být výsledek ovlivněn spíše skrytou samičí volbou (Møller et al. 2009). Úspěšnost spermií starších samců zatím není naplno prozkoumána, a je tu tak možnost jejího dalšího studia.

4.1 Velikost a množství spermií

Základní trade-off², kterému spermie podléhají, je velikost. Pokud budou spermie malé, bude jich moci samec díky nižším nákladům vyprodukovat a uvolnit během ejakulace více. Popřípadě může větší množství spermií efektivněji rozdělit mezi více

² trade-off je řešení, při kterém zlepšení jednoho znaku zhorší znak jiný a naopak

samic (Marconato a Shapiro 1996). Toto rozdělování využívají samci v rámci strategické ejakulace. Pokud samec dokáže posoudit kvality samice, může ovlivnit, kolik spermatu do rozmnožování s ní investuje (Martin a Hosken 2002). V případě, kdy to samec nerozpozná, investuje do každé kopulace stejné množství ejakulátu. Oproti tomu, budou-li spermie velké, mají vyšší šanci přežít díky zásobě energie. Delší spermie také mohou plavat rychleji, a tak se dříve dostat k vajíčku (Gomendio a Roldan 1991).

Významným faktorem ovlivňujícím velikost spermií je u ptáků délka struktury, ve kterých se ukládají v samičí rozmnožovací soustavě (Briskie et al. 1997). O těchto strukturách píše více v dalších kapitolách. Delší spermie by zde měly být pro samce výhodnější v případě, kdy má samice menší množství těchto struktur. Díky své velikosti mohou delší spermie zabránit vstupu dalším od jiných samců (Briskie a Montgomerie 1992).

Objem ejakulátu, resp. množství v něm obsažených spermií, se zvětšuje i v závislosti na riziku kompetice spermií. Druhy s vyšší mírou promiskuity mají relativně větší varlata a produkují více ejakulátu (Harcourt et al. 1981). U druhů, kde je kompetice spermií běžná, samci často investují více spermií i do méně kvalitních samic. Případně využijí více ejakulátu i pro samice, které se již dříve pářily (Rowe a Pruett-Jones 2011; Wedell a Cook 1999).

Také se zjistilo, že čím je vyšší riziko kompetice spermií, tím spíše samci tíhnou k větším spermiím. Ty jsou totiž rychlejší, mohou přežít déle a jsou schopny vytlačit menší spermie z cesty (LaMunyon a Ward 1998). Tento jev byl pozorován u různých taxonomických skupin, jako jsou například savci, ptáci či hmyz (Tourmente et al. 2011; Johnson a Briskie 1999; Morrow a Gage 2000). Zároveň ale u mnoha skupin nebyl nalezen vztah jak mezi velikostí a rychlostí spermií, tak ani mezi zvýšenou kompeticí spermií a jejich velikostí (Hosken 1997; Cramer et al. 2013). Na rozdílné výsledky může mít vliv i prostředí a děje v rozmnožovacím traktu samice, takže výsledky nemusejí odpovídat vlastnostem a počtu spermií. Je zde tedy ještě prostor pro budoucí výzkum a možnosti upřesnění těchto závěrů.

4.2 Adaptace ke kompetici spermií

Rychlost spermií je ovlivňována několika morfologickými aspekty. V první řadě jde o délku krčku. Krček je prostřední část spermie mezi hlavičkou a bičíkem. Díky

mitochondriím, které nese, vytváří energii pro pohyb spermie. Čím je krček větší, tím více má spermie mitochondrií a tím rychlejší může být (Anderson a Dixson 2002). Dále má na rychlost vliv délka bičíku, který zpravidla zajišťuje vlastní pohyb. Čím je bičík delší, tím by spermie měla plavat rychleji (Katz et al. 1989). Na poměru mezi velikostmi jednotlivých částí spermie ale záleží nejspíše víc než na jejich absolutní velikosti (Cardullo a Baltz 1991).

Zdá se, že ne všechny spermie musí sloužit k oplodnění. Mohou se vyskytovat i takové, které mají jinou funkci. Vysvětlovalo by to variabilitu velikosti a morfologie spermií v rámci jednoho ejakulátu nebo i variabilitu mezi jedinci v rámci jedné populace. Mimo spermií určených k oplodnění vajíčka by mohly existovat i takzvané sebevražedné neboli kamikaze spermie. Ty by měly pomocí akrozomálních enzymů ničit spermie konkurenčních samců (Baker a Bellis 2006). Směsi ejakulátů více samců, ve kterých by mělo docházet ke zneškodňování spermií konkurenta, však mnohdy nevykazovaly důkazy této hypotézy, protože nedocházelo ke snížení životaschopnosti spermií v porovnání s ejakulátem jednoho samce (Moore et al. 1999).

Jiné možné vysvětlení, proč existuje více typů spermií, přináší hypotéza obětních spermií (Buckland-Nicks 1998). Podle ní existují dva typy a to euspermie, které jsou schopné oplodnit vajíčko, a paraspermie, které jsou neplodné a chrání euspermie. Samice navíc produkuje obranné látky, kterými spermie hubí. Neplodné spermie by mohly být méně náročné na tvorbu, a tak by jich bylo více. Statisticky by pak euspermie měly spíše odolat a dostat se až k vajíčku (Holman a Snook 2006).

Různá velikost a tvar spermií může být rovněž následek chyb ve spermatogenezi, ke kterým může docházet u starších samců. To snižuje kvalitu spermií, a nepřináší tedy pro kompetici spermií výhody (Pizzari et al. 2008).

Spermie jednoho samce spolu mohou spolupracovat i v pohybu. Spermie se mohou seskupit do vláček, kde jsou naskládány v řadě za sebou. Tímto zvyšují svojí rychlost, čímž se mohou dříve dostat k vajíčku, popřípadě pryč z nepřátelského prostředí začátku samičích pohlavních cest (Pizzari a Foster 2008). U hlodavců se k tomuto účelu vytvořily háčkovité struktury na hlavičkách spermií, pomocí kterých se snadněji drží pohromadě (Immler et al. 2007).

Dále existuje celá řada behaviorálních adaptací ke kompetici spermií. Samec se může zbavit spermatu cizího samce z dřívější kopulace pomocí svých genitálií (Waage 1979). Případně může samici přesunout na jiné místo, kde bude nižší pravděpodobnost,

že ji objeví další samec. Samci také mohou samici hlídat, čímž snižují pravděpodobnost její kopulace s jiným samcem. Mohou samici buď ochraňovat před jinými samci, nebo ji hlídat, aby si nehledala jiného partnera, popřípadě obojí (Stockley 1997). Toto je typické chování pro polygynní druhy, jakými jsou druhy vytvářející harémy. Podobná situace nastává, jestliže samec samici hlídá jen strategicky v jejím fertilním období. To může být pro samce výhodné, pokud nevytváří harém, protože může čas investovat do více samic postupně (Hasselquist a Bensch 1991). Ochrana má pozitivní dopad i na samici, protože samec snižuje riziko predace a nebo obtěžování od jiných samců (Cameron et al. 2003).

Samci některých skupin zvířat, jako jsou například někteří savci, plazi, nebo hmyz, vytvářejí vaginální zátku (sphragis). Ta brání dalším samcům v inseminaci, a dává tak čas spermiím původního samce dostat se k vajíčku. I přestože u mnoha druhů ji následující samec dokáže vyndat nebo se jí zbaví samice sama (Koprowski 1992).

Kompetice spermií zároveň vytváří evoluční potenciál, aby si samice mezi ejakuláty začaly vybírat. Samice tak může začít vytvářet různé mechanismy, jak spermie třídit. Tím je umožněn vznik skryté samičí volby.

5 Skrytá samičí volba

Na rozdíl od klasické samičí volby, během které si samice vybírá samce na základě jeho morfologických a behaviorálních znaků, probíhá skrytá samičí volba (cryptic female choice) z většiny až po kopulaci, kdy není tento jev vidět (Birkhead 1998). Je to jeden z procesů, kterými samice zvyšuje šance mít potomky s konkrétním samcem, kterého si vybere. Může tak nastat situace, že samec není při skryté samičí volbě favorizován, přestože pokud by existovala pouze kompetice spermií, měl by být oproti jiným samcům úspěšnější (Dixson 2002).

Prekopulačně může samice styk ovlivňovat různými anatomickými či chemickými bariérami, které mohou zabránit kopulaci nebo omezit její úspěšnost. Zvláště chemické bariéry mají neblahý vliv na životaschopnost spermií. Anatomické působí více mechanicky, a mohou tak zabraňovat pohybu spermií směrem k místu oplození. Samci se tomuto snaží bránit uzpůsobováním vnějších pohlavních orgánů a složením ejakulátu. Samci zároveň mohou mít značně negativní vliv na fitness samice, např. kvůli traumatické inseminaci u některých bezobratlých, při které samec vpíchne spermie dovnitř těla samice, což ji může vážně zranit (Eberhard 2006).

Toto postupně vede k větší divergenci pohlavních orgánů mezi jednotlivými druhy. Navíc se takto mohou genitálie rozrůžňovat i mezi populacemi, což postupně vede ke vzniku reprodukční bariéry, a z populací se začínou odštěpovat nové druhy. Zvláště diverzity samčích pohlavních orgánů lze využít v rozeznávání blízce příbuzných druhů, například u hmyzu (Hosken a Stockley 2004).

Samice může preferovaného samce upřednostnit výběrem jeho spermií tak, že spermie předcházejícího samce z těla vypudí a teprve poté kopuluje s vybraným. Nehledě na to, je stejně ve většině případů uchováno jen malé množství (Eberhard 1996). Vypuzování spermií může mít ale i jiné opodstatnění nezávislé na kvalitě samce. Vypuzením a následnou obnovou zásoby totiž samice zabraňuje degradaci, které spermie podléhají vlivem času (Wagner et al. 2004).

Za předpokladu, že dojde k oplození nechtěným samcem, může samice embryo potratit (Birkhead 1998). K potratu ale může dojít, i pokud je březí samice vystavena cizímu samci nebo jeho pachu. Tento jev se nazývá Bruceův efekt (Heske a Nelson 1984).

Samice díky tomu může šetřit své zdroje pro kvalitnějšího samce. Tento dominantní samec by nejspíše mláďata po narození stejně zabil (Labov 1981).

Určení, zda je kopulační úspěch nebo neúspěch důsledkem skryté samičí volby či kompetice spermií, však často nelze zcela rozlišit. Je pravděpodobné, že k němu obvykle z části přispívá obojí (Birkhead 1998).

5.1 Samičí orgány uchovávající spermie

U mnoha živočichů dochází ke kopulaci v jiné době než k ovulaci. Někdy mohou tyto dva procesy probíhat každý v jiném prostředí. Proto si tyto druhy vyvinuly struktury, ve kterých samice spermie uchovávají. Umožňují tak samici rozmnožovat se kdykoliv, protože k ovulaci a oplodnění může dojít až později za ideálních podmínek pro ni nebo pro její budoucí potomky. Vzhledem k tomu, u kolika skupin se tyto orgány vytvořily, se zdá, že jsou pro rozmnožování zvířat výhodné (Holt 2011).

Tyto struktury vznikly nezávisle na sobě u různých taxonů napříč živočišnou říší. Dají se nalézt u mnoha druhů hmyzu, ryb, obojživelníků, plazů, ptáků, či savců. Anatomicky a morfologicky se mohou lišit, ale jejich význam a funkce jsou obdobné. U jmenovaných skupin se proto struktury obvykle nazývají jinak (Simmons 2001; Birkhead a Møller 1993; Holt a Lloyd 2010). Jde například o rezervoáry spermií u savců (Suarez 1998). Zde se spermie neukládají po dlouhou dobu. Výjimku v tomto tvoří letouni, u kterých se spermie ukládají volně v děloze a vejcovodech přiložené hlavičkami k epitelialním buňkám a které zde dokážou přežít i několik týdnů (Racey a Potts 1970). Tomuto jevu se říká utajené oplození, protože se nedá přesně určit, kdy k oplození dojde. Dalším typem jsou spermatéky, které se vyskytují u bezobratlých, jako jsou například měkkýši, hmyz či kroužkovci (Tombes a Roppel 1972), ale i u obratlovců, konkrétně u obojživelníků (Sever et al. 2004). Nebo pro ukládání spermií u ptáků jsou to tubuly (Bezuidenhout et al. 1995).

Tyto struktury obvykle udržují podmínky ideální pro přežití spermií a snižují jejich schopnost pohybu (Töpfer-Petersen et al. 2002). Nehledě na podobnou funkci, jsou v rámci různých skupin spermie ukládány rozdílnými způsoby. Může se jednat o pokročilejší orgány, které jsou určeny výhradně k zadržování spermií. Takové najdeme např. u ptáků či hmyzu. Případně to jsou běžné orgány reprodukčního traktu, kde se spermie pouze shlukují a přichycují na stěny.

Mezi další významné funkce, které ukládání spermií přináší, patří i snížení výskytu polyspermie³ (Hunter a Leglise 1971). Je to dáno tím, že spermie mohou být uvolňovány postupně, a nedostanou se tak k vajíčku ve velkém počtu (Suarez 2008). U ptáků se ovšem polyspermie vyskytuje běžně a zřejmě napomáhá k vyšší pravděpodobnosti přežití embrya (Hemmings a Birkhead 2015). Další funkcí ukládání spermií je již zmíněná možnost uskutečnění fertilizace v odlišném prostředí, než kde proběhlo namlouvání či kopulace (Holt 2011). V neposlední řadě zde probíhá rovněž selekce spermií, což může optimalizovat kvalitu budoucích potomků (Bakst et al. 1994).

5.2 Ukládání spermií u ptáků

U ptáků se struktury přechovávající spermie nazývají tubuly pro ukládání spermií (sperm storage tubules). Jedná se o jednoduché struktury, které jsou tubulárně invaginované. Nacházejí se obvykle na hranici pochvy a dělohy (Brillard 1993). Druhotně se dají nalézt i v infundibulu, nálevce vejcovodu. Do infundibula jsou spermie přepravovány a zde krátce uskladněny jen chvíli před ovulací (Schindler et al. 1967; Burke a Ogasawara 1969).

Oproti savčím spermiím, které zpravidla přežívají v reprodukčním traktu samice jen krátce, v těle samic ptáků dokážou spermie přežít 2 až 15 týdnů v závislosti na ptačím druhu. Jak dlouho zde přežijí, je pravděpodobně ovlivněno odlišným počtem tubulů (Bakst 2011).

Přímé pozorování pohybu spermií do tubulů je obtížné. Po inseminaci probíhá prvotní selekce spermií již v pochvě, kde je až 80% spermií krátce po kopulaci z těla samice vypuzeno (Bakst 2011). Do tubulů se nakonec dostává méně než setina původního množství (Bakst et al. 1994). Mechanismy, jakými výběr probíhá, jsou ale zatím neznámé. Je možné, že probíhá jen díky samotnému pohybu spermií (Froman 2003).

V lumen tubulu jsou spermie naskládány těsně vedle sebe, hlavičkou natočenou směrem do jeho slepého konce (Schupp et al. 1984). Spermie s větší hlavičkou mohou přežít déle, přestože v rychlosti pohybu jsou znevýhodněny. Pokud tedy přetrvávají v tubulech déle, jsou výhodnější, než spermie s delším krčkem a bičíkem v poměru

³ polyspermie je jev, při kterém je vajíčko oplodněno více spermiemi najednou

k hlavičce. Naopak tomu je, pokud jde o kompetici spermií bez dlouhého setrvání v těchto orgánech (Lüpold et al. 2009).

Prodloužení tubulů umožňuje uchovat větší množství spermií dané velikosti. To samici dává větší možnost výběru otcovství, protože spermie posledního partnera jsou nejblíže ústím tubulů (Briskie et al. 1997). Zároveň ale mezi samci a samicemi probíhá koevoluce délek spermií a tubulů. Velikost spermií tak nemusí být ovlivněna jen kompeticí spermií (Briskie a Montgomerie 1993).

V tubulech se spermie nepohybují, což vede ke snížení metabolismu a nižší spotřebě ATP, díky čemuž v nich probíhá méně produkce kyslíkových radikálů a snižuje se oxidativní stres. Zároveň jsou tubuly bohaté na antioxidanty. V důsledku to znamená, že spermie zde vydrží déle bez akumulace nových mutací (Bakst a Richards 1985).

Důležitý faktor ze strany samice v tubulech je ochrana spermií před vlastním imunitním systémem. Ten je totiž v samičím pohlavním ústrojí velmi účinný, protože brání před napadením různými patogeny skrze sliznice. Tubuly obsahující spermie totiž snižují vlastní tvorbu faktorů podporujících imunitu (Das et al. 2006).

K tomu, aby mohly spermie úspěšně splnit svůj úkol, tedy oplodnit vajíčko, musejí být dopraveny na místo, kde dojde k oplození. To se nachází na konci vejcovodu. Nejprve spermie potřebují být uvolněny z tubulu. Protože nebyly nalezeny žádné stažitelné elementy v jejich blízkosti, tak se zdá, že uvolnění spermií není regulováno, ale dochází k němu při průchodu vajíčka během ovulace (Van Krey et al. 1967). Některá pozorování nasvědčují, že uvolňování spermií probíhá postupně a plynule během menstruačního cyklu (Burke a Ogasawara 1969). Jiná pozorování naopak uvádějí, že uvolňování probíhá v krátkém časovém úseku blízko ovulace. A že je během ovulace hormonálně regulováno. K uvolňování spermií zde dochází působením progesteronu (Bobr et al. 1964; Ito et al. 2011).

6 Závěr

Jak z výše napsaného vyplývá, pohlavní výběr je velmi důležitý evoluční proces. Uskutečňuje se jak v rámci stejného pohlaví (intrasexuálně), tak mezi samci a samicemi (intersexuálně). To, že probíhá i po kopulaci, dává samcům prostor pro větší míru kompetice a samicím možnost více si samce vybírat.

Samci i samice neustále zdokonalují své metody, kterými si snaží zajistit nejlepší možnou biologickou zdatnost. Protože to však probíhá antagonisticky, jsou zdatnosti obou pohlaví pořád vyrovnávány. Jestliže koevoluce probíhá jinak ve více populacích, tak tyto procesy umožňují vznik nových druhů specií.

Promiskuita v širším slova smyslu je významná pro umožnění postkopulačního pohlavního výběru. Je potřeba, aby samice kopulovala s více samci. Díky tomu může probíhat kompetice mezi spermiemi více samců a samice si z nich může rovněž vybírat. Může jít přitom i o promiskuitu způsobenou mimopárovými kopulacemi. Díky nim si jedinci i v sociální monogamii mohou zvyšovat fitness mimo svůj stabilní pár.

Kompetice spermií jakožto první proces postkopulačního pohlavního výběru nám ukazuje, že existují různé znaky, které spermiím pomáhají být efektivnější. Tyto znaky mají vždy svou cenu a záleží na dané situaci, jestli bude spermie úspěšná. Do toho navíc vstupuje i skrytá samičí volba, která klade na spermie jiné požadavky. Samice nejen že mohou spermie selektovat, ale vybrané si mohou i uschovat do doby vhodné k fertilizaci.

Přestože se tyto mechanismy studují již poměrně delší dobu, stále zde nacházíme značnou problematiku ve sledování vnitřních dějů v samičím pohlavním traktu v době mezi inseminací a fertilizací. Zároveň je komplikované sledovat a především rozeznávat samčí pohlavní buňky. Mnoho jevů popsaných v této práci, jako jsou například výhody různé morfologie spermií nebo obtížně rozeznatelné vlivy kompetice spermií a samičí skryté volby, přináší prozatím rozporuplné výsledky. Částečně to může být odlišnými přístupy nebo odlišnou fyziologií různých skupin živočichů. Proto je zde do budoucna jistě ještě silný potenciál pro další výzkum.

7 Zdroje

1. ALBO, Maria J., Trine BILDE a Gabriele UHL, 2013. Sperm storage mediated by cryptic female choice for nuptial gifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **280**(1772). ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2013.1735
2. ANDERSON, Matthew J. a Alan F. DIXSON, 2002. Motility and the midpiece in primates. *Nature* [online]. B.m.: Nature Publishing Group, **416**(6880), 496–496. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/416496a
3. ANDERSSON, Malte a Yoh IWASA, 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. B.m.: Elsevier BV, **11**(2), 53–58. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(96)81042-1
4. ARNQVIST, G., M. EDVARDSSON, U. FRIBERG a T. NILSSON, 2000. Sexual conflict promotes speciation in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **97**(19), 10460–10464. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.97.19.10460
5. ARNQVIST, Göran a Locke ROWE, 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* [online]. B.m.: Nature Publishing Group, **415**(6873), 787–789. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/415787a
6. BAKER, R. Robin a Mark A. BELLIS, 2006. “Kamikaze” sperm in mammals? (1988). In: Todd K. SHACKELFORD a Nicholas POUND, ed. *Sperm Competition in Humans: Classic and Contemporary Readings* [online]. Boston, MA: Springer US, s. 119–122. ISBN 978-0-387-28039-4. Dostupné z: doi:10.1007/978-0-387-28039-4_5
7. BAKST, M. R., 2011. Role of the oviduct in maintaining sustained fertility in hens. *Journal of Animal Science* [online]. B.m.: Oxford University Press (OUP), **89**(5), 1323–1329. ISSN 0021-8812. Dostupné z: doi:10.2527/jas.2010-3663
8. BAKST, M. R. a M. P. RICHARDS, 1985. Concentrations of Selected Cations in Turkey Serum and Oviductal Mucosae1. *Poultry Science* [online]. **64**(3), 555–563. ISSN 0032-5791. Dostupné z: doi:10.3382/ps.0640555
9. BAKST, Murray R, Graham WISHART a Jean-Pierre BRILLARD, 1994. Oviducal Sperm Selection, Transport, and Storage in Poultry. *Poultry Science Reviews*. **5**, 29.
10. BEZUIDENHOUT, A. J. (Abraham Johannes), W. P. BURGER, John Thomson SOLEY a Hermanus B. GROENEWALD, 1995. Sperm-storage tubules in the vagina of the ostrich (*Struthio camelus*) [online]. ISSN 0330-2465. Dostupné z: <https://repository.up.ac.za/handle/2263/31681>

11. BIRKHEAD, T. R., 1995. Sperm competition: evolutionary causes and consequences. *Reproduction, Fertility and Development* [online]. B.m.: CSIRO PUBLISHING, 7(4), 755–775. ISSN 1448-5990. Dostupné z: doi:10.1071/rd9950755
12. BIRKHEAD, T. R., 1998. Cryptic female choice: Criteria for establishing female sperm choice. *Evolution* [online]. B.m.: Wiley, 52(4), 1212–1218. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.1998.tb01848.x
13. BIRKHEAD, T. R. a A. P. MØLLER, 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. B.m.: Oxford Academic, 50(4), 295–311. ISSN 0024-4066. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8312.1993.tb00933.x
14. BIRKHEAD, Tim, 2000. *Promiscuity: An Evolutionary History of Sperm Competition*. B.m.: Harvard University Press. ISBN 978-0-674-00666-9.
15. BOBR, Lidia Wanda, F. W. LORENZ a F. X. OGASAWARA, 1964. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. *Reproduction* [online]. B.m.: Bioscientifica Ltd, 8(1), 39–47. ISSN 0022-4251, 1471-7899. Dostupné z: doi:10.1530/jrf.0.0080039
16. BRILLARD, J.P., 1993. Sperm Storage and Transport Following Natural Mating and Artificial Insemination. *Poultry Science* [online]. B.m.: Elsevier BV, 72(5), 923–928. ISSN 0032-5791. Dostupné z: doi:10.3382/ps.0720923
17. BRISKIE, James V a Robert MONTGOMERIE, 1992. Sperm Size and Sperm Competition in Birds. *Proceedings: Biological Sciences*. 247(1319), 8.
18. BRISKIE, James V. a Robert MONTGOMERIE, 1993. Patterns of Sperm Storage in Relation to Sperm Competition in Passerine Birds. *The Condor* [online]. B.m.: Oxford Academic, 95(2), 442–454. ISSN 0010-5422. Dostupné z: doi:10.2307/1369366
19. BRISKIE, James V, Robert MONTGOMERIE a Tim R BIRKHEAD, 1997. The Evolution of Sperm Size in Birds. *Evolution*. 51(3), 10.
20. BUCKLAND-NICKS, John, 1998. Prosobranch parasperm: Sterile germ cells that promote paternity? *Micron* [online]. 29(4), 267–280. ISSN 0968-4328. Dostupné z: doi:10.1016/S0968-4328(97)00064-4
21. BURKE, W.H. a F.X. OGASAWARA, 1969. Presence of Spermatozoa in Uterovaginal Fluids of the Hen at Various Stages of the Ovulatory Cycle. *Poultry Science* [online]. B.m.: Elsevier BV, 48(2), 408–413. ISSN 0032-5791. Dostupné z: doi:10.3382/ps.0480408
22. BURLEY, Nancy, 1988. The Differential-Allocation Hypothesis: An Experimental Test. *The American Naturalist*. B.m.: [University of Chicago Press, American Society of Naturalists], 132(5), 611–628. ISSN 0003-0147.

23. BYRNE, Phillip G., Leigh W. SIMMONS a J. DALE ROBERTS, 2003. Sperm competition and the evolution of gamete morphology in frogs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **270**(1528), 2079–2086. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2003.2433
24. CAMERON, E., T. DAY a L. ROWE, 2003. Sexual conflict and indirect benefits. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **16**(5), 1055–1060. ISSN 1420-9101. Dostupné z: doi:10.1046/j.1420-9101.2003.00584.x
25. CARDULLO, Richard A. a Jay M. BALTZ, 1991. Metabolic regulation in mammalian sperm: Mitochondrial volume determines sperm length and flagellar beat frequency. *Cell Motility* [online]. **19**(3), 180–188. ISSN 1097-0169. Dostupné z: doi:10.1002/cm.970190306
26. CRAMER, Emily R. A., Terje LASKEMOEN, Oddmund KLEVEN, Katie LABARBERA, Irby J. LOVETTE a Jan T. LIFJELD, 2013. No evidence that sperm morphology predicts paternity success in wild house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **67**(11), 1845–1853. ISSN 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-013-1594-6
27. DARWIN, Charles a Alfred WALLACE, 1858. On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. *Zoological Journal of the Linnean Society* [online]. B.m.: Oxford Academic, **3**(9), 45–62. ISSN 0024-4082. Dostupné z: doi:10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x
28. DAS, Shubash Chandra, Naoki ISOBE, Masahide NISHIBORI a Yukinori YOSHIMURA, 2006. Expression of transforming growth factor- β isoforms and their receptors in utero-vaginal junction of hen oviduct in presence or absence of resident sperm with reference to sperm storage. *Reproduction* [online]. B.m.: Society for Reproduction and Fertility, **132**(5), 781–790. ISSN 1741-7899, 1470-1626. Dostupné z: doi:10.1530/rep.1.01177
29. DIXSON, Alan, 2002. Sexual selection by cryptic female choice and the evolution of primate sexuality. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* [online]. **11**(S1), 195–199. ISSN 1520-6505. Dostupné z: doi:10.1002/evan.10090
30. EBERHARD, W., 2006. Sexually antagonistic coevolution in insects is associated with only limited morphological diversity. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. B.m.: Wiley, **19**(3), 657–681. ISSN 1010-061X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1420-9101.2005.01057.x
31. EBERHARD, William, 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. B.m.: Princeton University Press. ISBN 978-0-691-01084-7.
32. EDWARD, Dominic A. a Tracey CHAPMAN, 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **26**(12), 647–654. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2011.07.012

33. EMLEN, Stephen T. a Lewis W. ORING, 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*. B.m.: American Association for the Advancement of Science, **197**(4300), 215–223. ISSN 0036-8075.
34. FOSSØY, Frode, Arild JOHNSEN a Jan T. LIFJELD, 2008. Multiple Genetic Benefits of Female Promiscuity in a Socially Monogamous Passerine. *Evolution* [online]. **62**(1), 145–156. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00284.x
35. FROMAN, David, 2003. Deduction of a Model for Sperm Storage in the Oviduct of the Domestic Fowl (*Gallus domesticus*)1. *Biology of Reproduction* [online]. B.m.: Oxford University Press (OUP), **69**(1), 248–253. ISSN 0006-3363. Dostupné z: doi:10.1095/biolreprod.102.013482
36. GOMENDIO, Montserrat a Eduardo R S ROLDAN, 1991. Sperm Competition Influences Sperm Size in Mammals. *Proceedings: Biological Sciences*. **243**(1308), 6.
37. HARCOURT, Alexander H., Paul H. HARVEY, Susan G. LARSON a Roger V. SHORT, 1981. Testis weight, body weight and breeding system in primates. *Nature*. B.m.: Nature Publishing Group, **293**(5827), 55–57.
38. HASSELQUIST, D. a Paul W. SHERMAN, 2001. Social mating systems and extrapair fertilizations in passerine birds. *Behavioral Ecology* [online]. B.m.: Oxford University Press (OUP), **12**(4), 457–466. ISSN 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/12.4.457
39. HASSELQUIST, Dennis a Staffan BENSCH, 1991. Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **28**(3), 187–193. ISSN 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/BF00172170
40. HEMMINGS, N. a T. R. BIRKHEAD, 2015. Polyspermy in birds: sperm numbers and embryo survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **282**(1818), 20151682. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2015.1682
41. HESKE, Edward J. a Randy J. NELSON, 1984. Pregnancy Interruption in *Microtus ochrogaster*: Laboratory Artifact or Field Phenomenon? *Biology of Reproduction* [online]. B.m.: Oxford University Press (OUP), **31**(1), 97–103. ISSN 0006-3363. Dostupné z: doi:10.1095/biolreprod31.1.97
42. HOLMAN, L. a R. R. SNOOK, 2006. Spermicide, cryptic female choice and the evolution of sperm form and function. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **19**(5), 1660–1670. ISSN 1420-9101. Dostupné z: doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01112.x
43. HOLT, William V., 2011. Mechanisms of Sperm Storage in the Female Reproductive Tract: an Interspecies Comparison. *Reproduction in Domestic Animals* [online]. B.m.: Wiley, **46**, 68–74. ISSN 0936-6768. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0531.2011.01862.x

44. HOLT, W.V. a R.E. LLOYD, 2010. Sperm storage in the vertebrate female reproductive tract: How does it work so well? *Theriogenology* [online]. B.m.: Elsevier BV, **73**(6), 713–722. ISSN 0093-691X. Dostupné z: doi:10.1016/j.theriogenology.2009.07.002
45. HOSKEN, D. J., 1997. Sperm competition in bats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **264**(1380), 385–392. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1997.0055
46. HOSKEN, David J. a Paula STOCKLEY, 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **19**(2), 87–93. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2003.11.012
47. HOUTMAN, A. M., 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: The Royal Society, **249**(1324), 3–6. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1992.0075
48. HUNTER, R. H. F. a P. C. LEGLISE, 1971. Polyspermic fertilization following tubal surgery in pigs, with particular reference to the role of the isthmus. *Reproduction* [online]. B.m.: BioScientifica, **24**(2), 233–246. ISSN 1470-1626. Dostupné z: doi:10.1530/jrf.0.0240233
49. CHAPMAN, Tracey, Göran ARNQVIST, Jenny BANGHAM a Locke ROWE, 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. B.m.: Elsevier BV, **18**(1), 41–47. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/s0169-5347(02)00004-6
50. IMMLER, Simone, Harry D.M. MOORE, William G. BREED a Tim R. BIRKHEAD, 2007. By Hook or by Crook? Morphometry, Competition and Cooperation in Rodent Sperm. *PLoS ONE* [online]. B.m.: Public Library of Science (PLoS), **2**(1), e170. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0000170
51. ITO, Tomomi, Norio YOSHIZAKI, Toshinobu TOKUMOTO, Hiroko ONO, Takashi YOSHIMURA, Akira TSUKADA, Norio KANSAKU a Tomohiro SASANAMI, 2011. Progesterone Is a Sperm-Releasing Factor from the Sperm-Storage Tubules in Birds. *Endocrinology* [online]. B.m.: Oxford Academic, **152**(10), 3952–3962. ISSN 0013-7227. Dostupné z: doi:10.1210/en.2011-0237
52. JOHNSON, Dominic D. P. a James V. BRISKIE, 1999. Sperm Competition and Sperm Length in Shorebirds. *The Condor* [online]. B.m.: Oxford Academic, **101**(4), 848–854. ISSN 0010-5422. Dostupné z: doi:10.2307/1370074
53. KATZ, David F., Erma Z. DROBNIS a James W. OVERSTREET, 1989. Factors regulating mammalian sperm migration through the female reproductive tract and oocyte vestments. *Gamete Research* [online]. **22**(4), 443–469. ISSN 1554-3919. Dostupné z: doi:10.1002/mrd.1120220410

54. KEMPENAERS, Bart, Geert R. VERHEYEN, Marleen Van DEN BROECK, Terry BURKE, Christine Van BROECKHOVEN a André DHONDT, 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* [online]. B.m.: Nature Publishing Group, **357**(6378), 494–496. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/357494a0
55. KITCHEN, Ann M., Eric M. GESE, Lisette P. WAITS, Seija M. KARKI a Edward R. SCHAUSTER, 2006. Multiple breeding strategies in the swift fox, *Vulpes velox*. *Animal Behaviour* [online]. B.m.: Elsevier BV, **71**(5), 1029–1038. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2005.06.015
56. KOPROWSKI, John L., 1992. Removal of Copulatory Plugs by Female Tree Squirrels. *Journal of Mammalogy* [online]. B.m.: Oxford Academic, **73**(3), 572–576. ISSN 0022-2372. Dostupné z: doi:10.2307/1382026
57. LABOV, Jay B., 1981. Pregnancy Blocking in Rodents: Adaptive Advantages for Females. *The American Naturalist* [online]. B.m.: The University of Chicago Press, **118**(3), 361–371. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/283828
58. LAMUNYON, C. W. a S. WARD, 1998. Larger sperm outcompete smaller sperm in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **265**(1409), 1997–2002. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1998.0531
59. LÜPOLD, Stefan, Sara CALHIM, Simone IMMLER a Tim R BIRKHEAD, 2009. Sperm morphology and sperm velocity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **276**(1659), 1175–1181. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2008.1645
60. MANIER, Mollie K., Stefan LÜPOLD, John M. BELOTE, William T. STARMER, Kirstin S. BERBEN, Outi ALA-HONKOLA, William F. COLLINS a Scott PITNICK, 2013. Postcopulatory Sexual Selection Generates Speciation Phenotypes in *Drosophila*. *Current Biology* [online]. **23**(19), 1853–1862. ISSN 0960-9822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2013.07.086
61. MARCONATO, A. a D.Y. SHAPIRO, 1996. Sperm allocation, sperm production and fertilization rates in the bucktooth parrotfish. *Animal Behaviour* [online]. B.m.: Elsevier BV, **52**(5), 971–980. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1996.0245
62. MARTIN, O.Y. a D.J. HOSKEN, 2002. Strategic ejaculation in the common dung fly *Sepsis cynipsea*. *Animal Behaviour* [online]. B.m.: Elsevier BV, **63**(3), 541–546. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.2001.1929
63. MØLLER, A. P., T. A. MOUSSEAU, G. RUDOLFSSEN, J. BALBONTÍN, A. MARZAL, I. HERMOSELL a F. De LOPE, 2009. Senescent sperm performance in old male birds. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **22**(2), 334–344. ISSN 1420-9101. Dostupné z: doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01650.x

64. MOORE, H.d.m., M. MARTIN a T.r. BIRKHEAD, 1999. No evidence for killer sperm or other selective interactions between human spermatozoa in ejaculates of different males in vitro. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **266**(1436), 2343–2350. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1999.0929
65. MORROW, Edward H. a Matthew J.G. GAGE, 2000. The evolution of sperm length in moths. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **267**(1440), 307–313. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2000.1001
66. OWENS, I. P. F. a I. R. HARTLEY, 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **265**(1394), 397–407. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1998.0308
67. PARKER, G. A., 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* [online]. B.m.: Wiley, **45**(4), 525–567. ISSN 1464-7931. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-185x.1970.tb01176.x
68. PENNELL, Tanya M. a Edward H. MORROW, 2013. Two sexes, one genome: the evolutionary dynamics of intralocus sexual conflict. *Ecology and Evolution* [online]. B.m.: Wiley, **3**(6), 1819–1834. ISSN 2045-7758. Dostupné z: doi:10.1002/ece3.540
69. PETRIE, Marion a Bart KEMPENAEERS, 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. B.m.: Elsevier BV, **13**(2), 52–58. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/s0169-5347(97)01232-9
70. PIZZARI, Tom, Rebecca DEAN, Allan PACEY, Harry MOORE a Michael B. BONSALE, 2008. The evolutionary ecology of pre- and post-meiotic sperm senescence. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **23**(3), 131–140. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2007.12.003
71. PIZZARI, Tommaso a Kevin R FOSTER, 2008. Sperm sociality: cooperation, altruism, and spite. *PLoS biology* [online]. United States: Public Library of Science, **6**(5), e130. ISSN 1545-7885. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pbio.0060130
72. POIANI, Aldo a Colin WILKS, 2000. Sexually Transmitted Diseases: A Possible Cost of Promiscuity in Birds? *The Auk* [online]. B.m.: Oxford Academic, **117**(4), 1061–1065. ISSN 0004-8038. Dostupné z: doi:10.1093/auk/117.4.1061
73. PROMISLOW, Daniel E. L., Robert MONTGOMERIE a Thomas E. MARTIN, 1992. Mortality costs of sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **250**(1328), 143–150. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1992.0142

74. RACEY, P. A. a D. M. POTTS, 1970. Relationship between stored spermatozoa and the uterine epithelium in the Pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus*) [online]. B.m.: BioScientifica, **22**(1), 57–63. ISSN 1470-1626. Dostupné z: doi:10.1530/jrf.0.0220057
75. ROSENGRAVE, P., R. MONTGOMERIE, V. J. METCALF, K. MCBRIDE a N. J. GEMMELL, 2009. Sperm traits in Chinook salmon depend upon activation medium: implications for studies of sperm competition in fishes. *Canadian Journal of Zoology* [online]. B.m.: Canadian Science Publishing, **87**(10), 920–927. ISSN 0008-4301. Dostupné z: doi:10.1139/z09-081
76. ROWE, Melissah a Stephen PRUETT-JONES, 2011. Sperm Competition Selects for Sperm Quantity and Quality in the Australian Maluridae. *PLoS ONE* [online]. B.m.: Public Library of Science (PLOS), **6**(1), e15720. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0015720
77. SEVER, David M., Cynthia K. TAIT, Lowell V. DILLER a Laura BURKHOLDER, 2004. Ultrastructure of the annual cycle of female sperm storage in spermathecae of the torrent salamander, *Rhyacotriton variegatus* (Amphibia: Rhyacotritonidae). *Journal of Morphology* [online]. B.m.: Wiley, **261**(1), 1–17. ISSN 0362-2525. Dostupné z: doi:10.1002/jmor.10149
78. SHELDON, Ben C., 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **15**(10), 397–402. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(00)01953-4
79. SCHINDLER, H., E. BEN-DAVID, S. HURWITZ a O. KEMPENICH, 1967. The Relation of Spermatozoa to the Glandular Tissue in the Storage Sites of the Hen Oviduct [online]. B.m.: Oxford University Press (OUP), **46**(6), 1462–1471. ISSN 0032-5791. Dostupné z: doi:10.3382/ps.0461462
80. SCHUPPIN, G. T., H. P. VAN KREY, D. M. DENBOW, M. R. BAKST a G. B. MEYER, 1984. Ultrastructural Analyses of Uterovaginal Sperm Storage Glands in Fertile and Infertile Turkey Breeder Hens1. *Poultry Science* [online]. **63**(9), 1872–1882. ISSN 0032-5791. Dostupné z: doi:10.3382/ps.0631872
81. SIMMONS, Leigh W., 2001. *Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects*. B.m.: Princeton University Press. ISBN 978-0-691-05988-4.
82. SLAGSVOLD, Tore a Jan T. LIFJELD, 1994. Polygyny in Birds: The Role of Competition between Females for Male Parental Care. *The American Naturalist*. B.m.: [University of Chicago Press, American Society of Naturalists], **143**(1), 59–94. ISSN 0003-0147.
83. STOCKLEY, P., 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition [online]. B.m.: Elsevier BV, **12**(4), 154–159. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/s0169-5347(97)01000-8

84. SUAREZ, Susan S., 1998. The Oviductal Sperm Reservoir in Mammals: Mechanisms of Formation. *Biology of Reproduction* [online]. **58**(5), 1105–1107. ISSN 0006-3363, 1529-7268. Dostupné z: doi:10.1095/biolreprod58.5.1105
85. SUAREZ, Susan S., 2008. Regulation of sperm storage and movement in the mammalian oviduct. *The International Journal of Developmental Biology* [online]. B.m.: UPV/EHU Press, **52**(5–6), 455–462. ISSN 0214-6282. Dostupné z: doi:10.1387/ijdb.072527ss
86. THRALL, P H, J ANTONOVICS a A P DOBSON, 2000. Sexually transmitted diseases in polygynous mating systems: prevalence and impact on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **267**(1452), 1555–1563. ISSN 0962-8452.
87. TOMBES, Averett S. a Richard M. ROPPEL, 1972. Ultrastructure of the spermatheca of the granary weevil, *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* [online]. B.m.: Elsevier BV, **1**(2), 141–152. ISSN 0020-7322. Dostupné z: doi:10.1016/0020-7322(72)90020-7
88. TÖPFER-PETERSEN, Edda, Andrea WAGNER, Julia FRIEDRICH, Anna PETRUNKINA, Mahnaz EKHLASI-HUNDRIESER, Dagmar WABERSKI a Wolfgang DROMMER, 2002. Function of the mammalian oviductal sperm reservoir. *Journal of Experimental Zoology* [online]. B.m.: Wiley, **292**(2), 210–215. ISSN 0022-104X. Dostupné z: doi:10.1002/jez.1157
89. TOURMENTE, Maximiliano, Montserrat GOMENDIO a Eduardo RS ROLDAN, 2011. Sperm competition and the evolution of sperm design in mammals. *BMC Evolutionary Biology* [online]. **11**(1), 12. ISSN 1471-2148. Dostupné z: doi:10.1186/1471-2148-11-12
90. VAN KREY, H. P., F. X. OGASAWARA a J. PANGBORN, 1967. Light and Electron Microscopic Studies of Possible Sperm Gland Emptying Mechanisms. *Poultry Science* [online]. **46**(1), 69–78. ISSN 0032-5791. Dostupné z: doi:10.3382/ps.0460069
91. VERNER, Jared a Mary F. WILLSON, 1969. Mating Systems, Sexual Dimorphism, and the Role of Male North American Passerine Birds in the Nesting Cycle. *Ornithological Monographs* [online]. B.m.: American Ornithologists' Union, (9), 1–76. ISSN 0078-6594. Dostupné z: doi:10.2307/40166683
92. WAAGE, Jonathan K., 1979. Dual Function of the Damselfly Penis: Sperm Removal and Transfer. *Science*. B.m.: American Association for the Advancement of Science, **203**(4383), 916–918. ISSN 0036-8075.
93. WAGNER, Richard H., Fabrice HELFENSTEIN a Etienne DANCHIN, 2004. Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **271**(suppl_4). ISSN 0962-8452, 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2003.0142

94. WEATHERHEAD, Patrick J. a Raleigh J. ROBERTSON, 1979. Offspring Quality and the Polygyny Threshold: „The Sexy Son Hypothesis". *The American Naturalist* [online]. B.m.: The University of Chicago Press, **113**(2), 201–208. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/283379
95. WEDELL, Nina a Penny A. COOK, 1999. Butterflies tailor their ejaculate in response to sperm competition risk and intensity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. B.m.: Royal Society, **266**(1423), 1033–1039. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1999.0740
96. WEDELL, Nina, Matthew J.G. GAGE a Geoffrey A. PARKER, 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. B.m.: Elsevier BV, **17**(7), 313–320. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/s0169-5347(02)02533-8
97. YASUI, Yukio, 1997. A „Good-Sperm" Model Can Explain the Evolution of Costly Multiple Mating by Females [online]. B.m.: University of Chicago Press, **149**(3), 573–584. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/286006
98. YUND, Philip O. a Michael A. MCCARTNEY, 1994. Male Reproductive Success in Sessile Invertebrates: Competition for Fertilizations. *Ecology* [online]. **75**(8), 2151–2167. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:10.2307/1940874